

УДК 576.895.122 : 591.4

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЕ
У ГЕРМАФРОДИТНОГО ПОКОЛЕНИЯ ТРЕМАТОД
К ПАРАЗИТИЧЕСКОМУ ОБРАЗУ ЖИЗНИ
В ОКОНЧАТЕЛЬНЫХ ХОЗЯЕВАХ

Г. К. Чубрик

Военно-медицинская ордена Ленина Краснознаменная академия
имени С. М. Кирова, Ленинград

Кожно-мускульный мешок трематод слагается из трех отделов: погруженного эпителия, слоя коллагеновых волокон и мышц. Толщина каждого слоя и его гистологическое строение варьируют в зависимости от местонахождения паразита в теле хозяина.

В системе паразит—хозяин наблюдаются разнообразные приспособления у паразитов к обитанию в организме животных—хозяев. Рассматривая морфологические адаптации паразитов, В. А. Догель писал: «Нигде в животном царстве не оказывается с такой силой приспособительная потенция, как у паразитов» (Догель, 1962, с. 97). Проведенные в последние годы анатомические, морфологические и гистологические исследования трематод в полной мере подтверждают справедливость этого заключения. Действительно, у взрослого гермафродитного поколения трематод, марит, к паразитическому существованию приспособлены все их системы и органы. Это положение касается и кожно-мускульного мешка. В настоящей работе методом сравнительной гистологии показываются изменения, происходящие в строении кожно-мускульного мешка у трематод в зависимости от их локализации.

Покровные ткани трематод представлены, как известно, погруженным эпителием (Lee, 1972; Gremberg, Ryche, 1967), сходным с погруженным эпителем некоторых турбеллярий и, по всей вероятности, гомологичным ему. Кожный эпителий трематод, как и у других плоских червей, морфологически тесно связан с наружными мышцами тела и образует вместе с последними единый, одевающий тело червя чехол, так называемый кожно-мускульный мешок. В последнее время строение кожно-мускульного мешка изучалось на электронно-микроскопическом уровне (Threadgold, 1963; Ciotti, Ferretti, 1966; Bogitsh, 1968; Sharma, Gupta, 1970; Glegg, 1972; Dixon, 1976; Lumsden, 1975). Было установлено, что наружная его часть представляет собой синцитиальный слой — цитоплазматическую пластинку с пограничной и базальной мембранами. Под ней находится слой межклеточного вещества и коллагеновых волокон, получивший название волокнистого слоя. За ним следует мышечный слой, состоящий из продольных и кольцевых мышечных волокон. Еще глубже, в паренхиме, расположены собственно эпителиальные клетки, связанные с цитоплазматической пластинкой протоплазматическими мостиками. Морфологическая связь полярно расположенных частей погруженного эпителия в процессе онтогенеза может нарушаться и вновь восстанавливаться. Функциональное значение кожно-мускульного мешка многообразно. Он обеспечивает защиту паразита от механических воздействий, выполняет функцию движения и удерживания паразита в определенном месте. Через кожно-мускульный мешок осуществляются активные обменные процессы.

Но, несмотря на хорошую изученность кожно-мускульного мешка, остаются неясными особенности его строения у разных видов трематод. Не известно также, возникают ли вариации в его строении у трематод, обитающих в разных органах хозяев, или кожно-мускульный мешок всегда имеет одинаковое строение. Для решения этого вопроса было предпринято сравнительно-морфологическое изучение покровов у 9 видов трематод. Мы выбрали представителей подотрядов *Paramphistomata* (Szidat) и *Hemiuirata* (Markevitsch) Sckrjabin et Guschanskaj для того, чтобы иметь возможность сравнивать между собой родственные формы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Трематоды были собраны при вскрытии пойманых под Ленинградом лягушек, а также при просмотре желудков крупного рогатого скота на Ленинградском мясокомбинате, а также получены из материалов А. В. Гаевской и Е. В. Жукова.¹

Трематод фиксировали жидкостями Буэна, Карнуа и 10%-ным формалином, заливали в парафиновые блоки, резали на микротоме на срезы толщиной от 3 до 6 мкм. Срезы окрашивали железным гематоксилином, гемалауном с докраской эозином или пикроиндигокармином, азановым методом по Маллори. Приведенные в работе рисунки кожно-мускульного мешка делали с окрашенных срезов с помощью рисовального аппарата РА-1.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для сравнительно-гистологического исследования были выбраны такие виды трематод, которые обитают в разных по степени механического воздействия на них условиях. Наиболее обычным местом паразитирования взрослых трематод является пищеварительный тракт позвоночных.

Сравнительная толщина кожно-мускульного мешка изученных трематод (в мкм)

Трематода	Толщина			
	цитоплазматической пластинки	волокнистого слоя	мышечно-го слоя	всего кожно-мускульного мешка
<i>Diplodiscus subclavatus</i>	5	—	—	145
<i>Paramphistomum cervi</i>	18	22	30	100
<i>Dictisarca virens</i>	3	—	—	130
<i>Derogenes varicus</i>	11	3	11	140
<i>Lecithochirium fusiforme</i>	17	11	13	80
<i>Capiatestes thysitae</i>	10	17	—	165
<i>Botulus alepidosauri</i>	18	30	72	240
<i>Prosorchis</i> sp.	17	30	27	100
<i>Hirudinella marina</i>	50	270	80	540

Кожно-мускульный мешок кишечных трематод *Diplodiscus subclavatus* (Goeze, 1872) из лягушек и *Lecithochirium fusiforme* Luhe, 1901 из рыб имеет среднюю толщину (см. таблицу) и все слои его выражены довольно отчетливо (рис. 1, A; 2, I, A). Цитоплазматическая пластинка ровная. Залегающий под ней волокнистый слой толстый, так же как и мышечный слой, в котором имеются как продольные, так и поперечные волокна. Одиночные и довольно крупные эпителиальные клетки расположены под мыщцами в паренхиме. Такое же строение кожно-мускульного мешка наблюдается у *Derogenes varicus* (Müller, 1784) из желудка небольших планктоноядных рыб (рис. 2, I, B).

¹ Пользуясь случаем, выражая им свою искреннюю признательность за любезно предоставленный мне для исследования ценный материал, который они собрали от атлантических рыб.

Наряду с трематодами из среднего отдела кишечника есть виды, локализующиеся либо в переднем, либо в заднем отделах кишечного тракта хозяина и живущие в условиях, отличающихся от условий среднего кишечника. У этих видов трематод кожно-мускульный мешок отличается прежде всего значительной толщиной.

Так, у *Paramphistomum cervi* (Schränk, 1790) из рубца крупного рогатого скота толщина покрова составляет 100 мкм (см. таблицу). Толстая цитоплазматическая пластинка образует частые складки, особенно глубокие на брюшной стороне тела червя (рис. 1, *B*). На спинной стороне многочисленные клетки погруженного эпителия лежат отдельно, тогда как на брюшной они образуют скопления. В каждой такой группе насчитывается 5—7 клеток (на срезе). Они расположены близко друг к другу и окружены волокнами. Клетки эпителия находятся на разных фазах клеточного цикла. На срезах большинство клеток

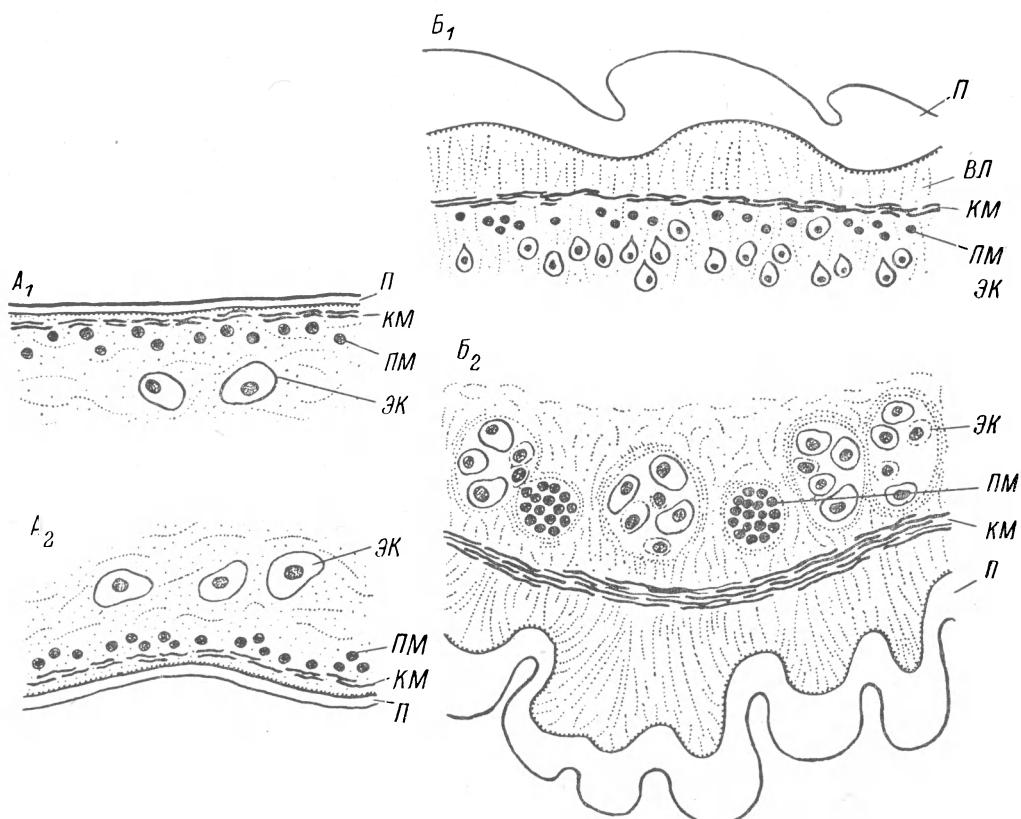


Рис. 1. Поперечный срез кожно-мускульного мешка парамфистоматид:

A₁, *A₂* — спинная и брюшная стороны тела *Diplodiscus subclavatus*; *B₁*, *B₂* — то же *Paramphistomum cervi*. *П* — эпителиальная пластинка, *КМ* — кольцевые и *ПМ* — продольные мышцы, *ЭК* — эпителиальные клетки, *ВЛ* — волокнистый слой.

нормальные, но есть среди них дегенерирующие. Встречаются и пикнотические ядра. Особенно значительной толщины достигает у *P. cervi* волокнистый слой. Он состоит из тонких, ориентированных перпендикулярно к поверхности тела волокон. В середине волокнистый слой пронизан кольцевыми мышечными волокнами. Продольная кожная мускулатура, гораздо более мощная на брюшной стороне, чем на спинной, расположена глубже. Отдельные волокна или пучки продольных мышц находятся между клетками эпителия.

Кожно-мускульный мешок трематоды *Prosorchis* sp. (рис. 2, *II*), паразитирующей в глотке морской рыбы *Hyperoglyphe porosa*, такой же толщины, как у предыдущего вида (см. таблицу). Наружный край цитоплазматической пластинки гладкий, а внутренний волнистый. Подстилающий слой состоит из коротких,

беспорядочно расположенных нежных волокон. Мышечный слой представлен кольцевыми и продольными волокнами. Мышцы в кожно-мускульном мешке развиты только в передней части тела червя и совершенно отсутствуют в его задней части (рис. 2, II, A, B). Эпителиальные клетки находятся в глубине кожно-мускульного мешка, на границе волокнистого слоя и паренхимы. Они лежат группами, которые снаружи часто оплетены волокнами. Так же, как и в предыдущем случае, в группе эпителиальных клеток имеются целые и дегенерирующие клетки.

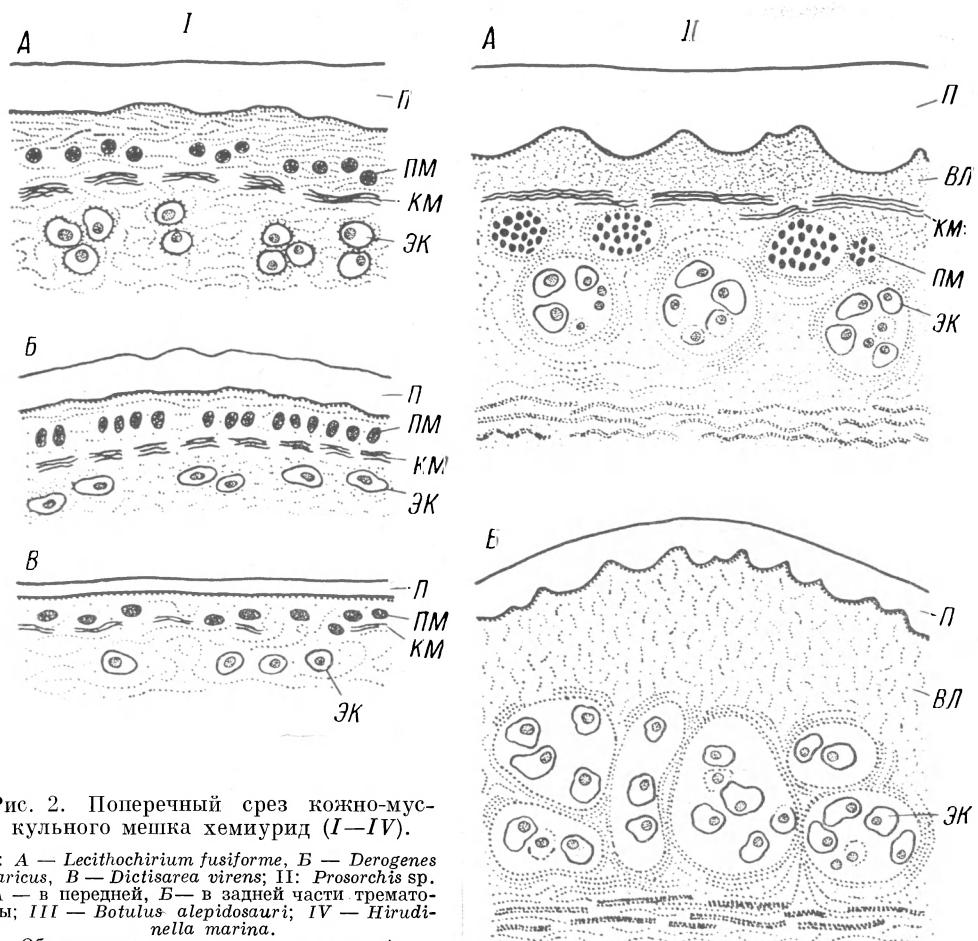


Рис. 2. Поперечный срез кожно-мускульного мешка хемиурид (I—IV).

I: A — *Lecithochirium fusiforme*, B — *Derogenes varicus*, B — *Dictisarea vires*; II: *Prosorchis* sp. A — в передней, B — в задней части третматод; III — *Botulus alepidosauri*; IV — *Hirudinella marina*.
Обозначения такие же, как на рис. 1.

У *Botulus alepidosauri*, третматоды из задней кишки светящихся анчоусов, *Alepisaurus ferox*, кожно-мускульный мешок в толщину достигает 165 мкм. Толстая цитоплазматическая пластинка образует глубокие, крутые складки на поверхности тела (рис. 2, III). Небольшой по отношению к общей толщине покрова волокнистый слой содержит грубые, длинные волокна. В складках эпителиальной пластинки они располагаются беспорядочно, а в глубине этого слоя — параллельно поверхности тела. Кожная мускулатура образована очень толстыми кольцевыми и продольными волокнами. Особенно сильно развиты продольные мышцы. Под слоем мышц в паренхиме находятся отдельные или попарно соединенные, разрозненные крупные клетки кожного эпителия.

У третматоды *Hirudinella marina* (Menzies, 1791), паразитирующей в желудке крупных атлантических тунцов, кожно-мускульный мешок самый толстый. Его толщина в средней части тела червя составляет 540 мкм (см. таблицу). Необычайно толстая цитоплазматическая пластинка образует крупные ступенчато-

образные складки (рис. 2, IV). Ее толщина пронизана многочисленными каналами, начинающимися от внутреннего края цитоплазматической пластинки и оканчивающимися слепо у ее наружного края. В полость каналцев заходят волокна подлежащего волокнистого слоя. Последний характеризуется тем, что достигает очень большой толщины и четко разделен на две части: наружную, имеющую тонковолокнистое строение, и внутреннюю, состоящую из грубых волокон. Тонкие, нежные волокна располагаются перпендикулярно к наружному краю тела, тогда как грубые волокна проходят параллельно. В наружной части

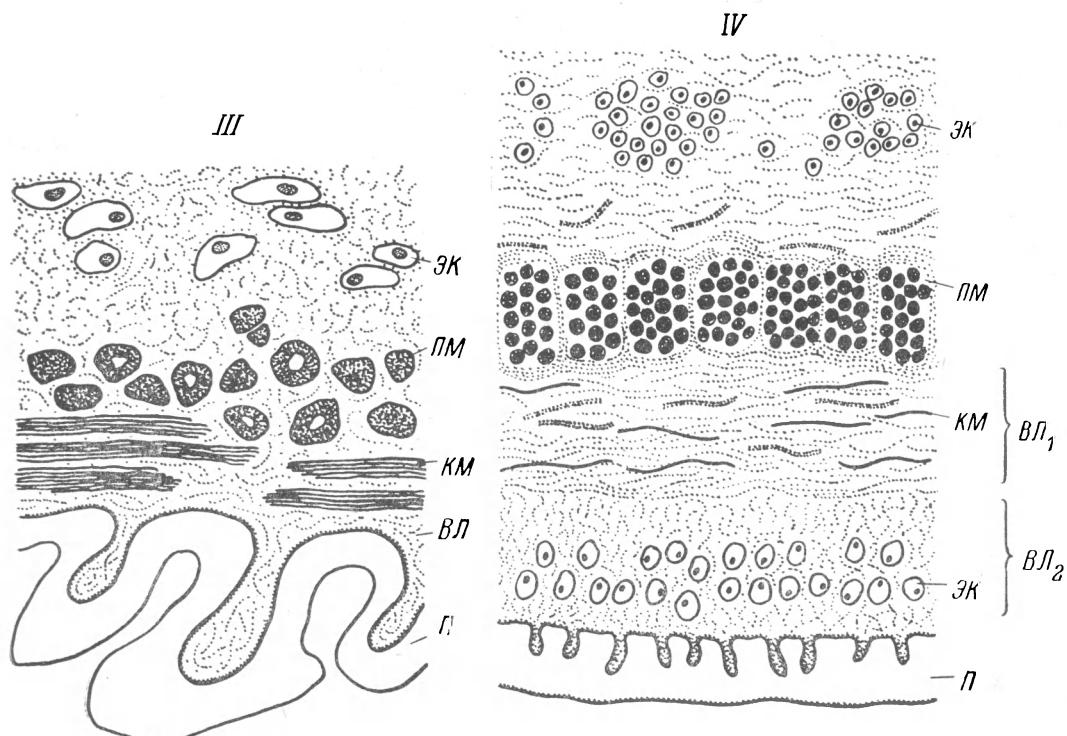


Рис. 2 (продолжение).

волокнистого слоя имеются большие пузыревидные клетки, расположенные упорядочению в 2—3 ряда. Единичные клетки встречаются и во внутренней части волокнистого слоя. Кроме того, здесь проходят отдельные мышечные волокна кольцевой мускулатуры. Мышечный слой в основном представлен очень сильно развитой продольной мускулатурой. Продольные волокна собраны в большие пучки. Они расположены так близко друг к другу, что в совокупности образуют сплошное мышечное кольцо. Под слоем продольных мышц проходят глубоко лежащие кольцевые мышцы. Эпителиальные клетки большими группами (по 20—40 клеток на срезе) свободно располагаются в паренхиме.

У живущей на жабрах или в глотке снека (*Thyrsites atun*) trematodes *Capiates-thyrsitae* кожно-мускульный мешок также достигает значительной толщины — 165 мкм (см. таблицу). Грубая складчатость покровов обусловлена изгибами цитоплазматической пластинки (рис. 3, B). В волокнистом слое, кроме грубых волокон, проходят кольцевые мышечные волокна и имеются многочисленные ядра, в том числе пикнотические. Эпителиальные клетки, лежащие в паренхиме, образуют изолированные группы. Снаружи группа клеток оплетена соединительнотканными волокнами. В каждой группе имеются как целые, так и дегенерирующие клетки и пикнотические ядра. Обращает на себя внимание полное отсутствие в кожно-мускульном мешке *C. thyrsitae* продольной мускулатуры, обычно хорошо выраженной у других trematod. Этот парадоксальный факт объясняется тем, что у данного вида продольная мускулатура сосредото-

чена во внутренней части тела (рис. 3, A, B), где она образует мощный мышечный пучок. Передний и задний центральные пучки продольных мышц сливаются в середине тела в единый ствол, пронизывающий длинный стебелек брюшной присоски.

Резкий контраст с разобранными вариантами строения кожно-мускульного мешка представляют покровы трематоды *Dictisarca virens* Linton, 1910, обитающей в плавательном пузыре мурены. Общая толщина кожно-мускульного мешка

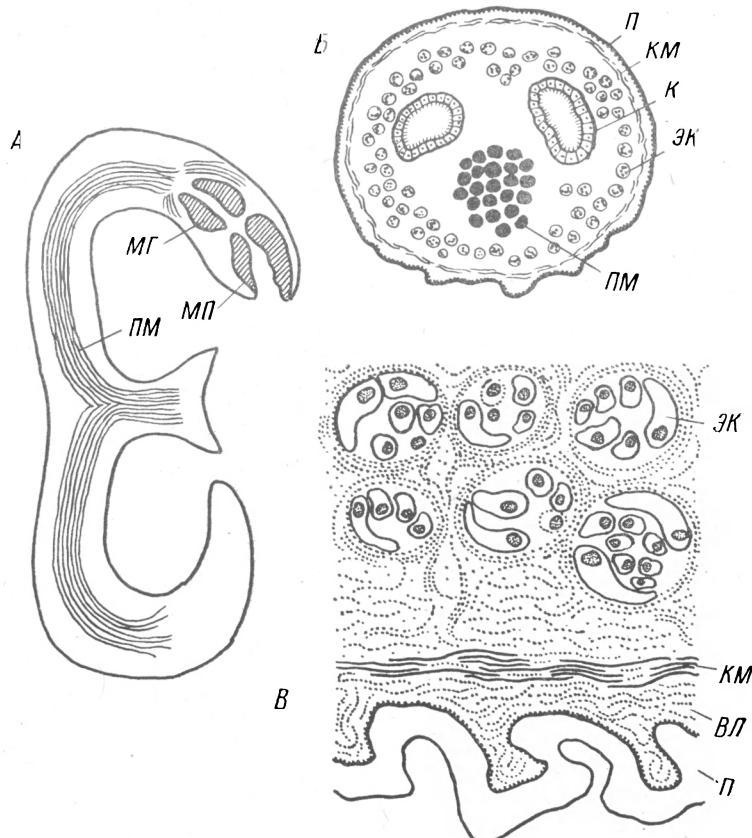


Рис. 3. *Capiates thysanite*.

A — сагиттальный и B — поперечный разрез трематоды, C — поперечный срез кожно-мускульного мешка.
К — кишка.
Обозначения такие же, как на рис. 1.

не превышает 30 мкм (см. таблицу). Но кроме того, что кожно-мускульный мешок очень тонок, в нем не наблюдается четкого последовательного расположения составляющих его слоев (рис. 1, I, B).

Цитоплазматическая пластина очень тонкая и совершенно гладкая. Волокнистый слой выражен слабо. Кожные мышцы развиты также слабо. Имеются отдельные малочисленные кольцевые и продольные мускульные волокна. Редкие эпителиальные клетки находятся на значительном расстоянии друг от друга.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изучено строение кожно-мускульного мешка трематод, обитающих в разных органах позвоночных животных. Полученные данные свидетельствуют о том, что строение кожно-мускульного мешка варьирует в зависимости от условий жизни паразита.

Как уже было отмечено, трематоды в преобладающем большинстве случаев паразитируют в кишечнике. Поэтому строение кожно-мускульного мешка кишечных форм можно принять за наиболее типичное. В этом случае, как мы ви-

дели, наблюдается умеренная толщина кожно-мускульного покрова, и все составляющие его части достаточно четко выражены.

При переходе к паразитированию в таких органах хозяев, где требуется значительная мышечная сила для удерживания паразита или имеет место сильное механическое воздействие на него, у trematod происходит заметное утолщение покровов и сильное развитие всех его слоев — цитоплазматической пластиинки, волокнистого и мышечного слоев.

Цитоплазматическая пластиинка, как это следует из фактического материала, изменяется в сторону утолщения прежде всего у тех trematod, которые живут в условиях большой физической нагрузки — трения, сжимания и т. д. В большей степени эти явления выражены в желудке хозяев. Живущая в рубце жвачных trematoda *Paramphistomum cervi* постоянно подвергается действию двигающейся массы грубых пищевых частиц. Цитоплазматическая пластиинка у таких trematod становится, кроме того, еще и складчатой. На брюшной стороне тела складки, как правило, более глубокие. Складчатость покровов играет скорее всего, защитную роль в случае физических перегрузок и поэтому у trematod из кишечника или замкнутых полостей поверхностный слой покровов совершенно гладкий. Не исключено, что кожные складки способствуют также движению червей. Особого внимания заслуживает цитоплазматическая пластиинка trematody *Hirudinella marina*, пронизанная многочисленными канальцами. Тонкие коллагеновые волокна, заполняющие полость канальцев, придают наружной части кожно-мускульного мешка этой trematode, по-видимому, еще большую прочность и вместе с тем необходимую эластичность.

Волокнистый слой, скорее всего, играет роль амортизатора при сжатии, давлении и других аналогичных физических нагрузках. Поэтому этот слой хорошо развит у всех trematod рассматриваемой группы. Составляющие его волокна у одних видов короткие, нежные, у других — более грубые и длинные. Немаловажную роль играет их расположение. Короткие волокна обычно располагаются перпендикулярно к наружной поверхности червя. Длинные волокна залегают параллельно. В редких случаях (*H. marina*) волокнистый слой состоит из тех и других волокон, что придает этому слою особую упругость. Волокнистый слой обычно не содержит в себе клеток или ядер, но в редких случаях в нем имеются отдельные, чаще всего пикнотические ядра. Только у *H. marina* в наружной тонковолокнистой части слоя залегают крупные пузыревидные клетки. По своему строению они очень похожи на клетки кожного эпителия. Их форма, а еще более их упорядоченное расположение в толще волокнистого слоя позволяют предположить, что назначение этих клеток состоит в том, чтобы усиливать упругость волокнистого слоя и еще более способствовать его амортизирующем свойствам.

Наиболее развитая мускулатура trematod сосредоточена в их органах прикрепления, присосках, и в кожно-мускульном мешке. Степень ее развития непосредственно зависит от места локализации червя. В кожно-мускульном мешке находятся как кольцевые, так и продольные мышечные волокна, но, как можно видеть из приведенных в работах рисунков и описаний препаратов, продольные мышцы всегда развиты в большей степени, нежели кольцевые. Кроме того, мышечная прослойка сильнее развита в передней части trematod, что дало основание Ошмарину (1959) разделить тело trematod на переднюю двигательную и заднюю половую части. Сильное развитие кожной мускулатуры может идти по линии образований многочисленных мышечных пучков. Так, у *H. marina* мышечные пучки, разделенные тонкими волокнистыми перегородками, образуют сплошной слой, чехлом облегающий тело червя. Такое развитие продольной мускулатуры обусловлено тем, что trematody обитают в желудке крупных океанических рыб, где должны проявлять усилия для удерживания на месте во время прохождения заглоchenной добычи. Еще более сильные мышечные усилия требуются *Capitostes thrysitae*, живущей на жабрах рыб. Но в данном случае, как мы видели, очень сильная продольная мускулатура сосредоточена не в кожно-мускульном мешке, а в центре тела. Центральный мускульный стержень связан с мускулатурой стебелька, на котором находится брюшная присоска. Такое строение мышц дает, видимо, наибольший эффект при фиксации паразита на теле хозяина. Прочно прикрепившись далеко выдвинутой брюшной присо-

ской, червь имеет возможность свободно двигать передним концом тела. При обитании в задней кишке рыб для паразита возрастает угроза быть выброшенным наружу. И в этом случае требуются мышечные усилия для того, чтобы оставаться в теле своего хозяина. По этой причине у trematodов *Botulus alepidosauri* кожная мускулатура прекрасно развита и представлена очень толстыми мышечными волокнами.

Клетки погруженного эпителия у trematод с толстым кожно-мускульным мешком расположены глубоко, фактически уже в паренхиме. Число их сильно варьирует. Видимо, существует коррелятивная зависимость между числом клеток и толщиной покровов. Как следует из нашего материала, наибольшее число эпителиальных клеток наблюдается у видов с очень толстым кожно-мускульным мешком. Эпителиальные клетки лежат свободно, либо они собраны компактными группами. В некоторых случаях группы эпителиальных клеток находятся в особых ячейках, образованных волокнами. Ячейки с находящимися в них плотно сжатыми клетками придают, в свою очередь, упругость покровам этих trematод. Ранее уже говорилось о том, что эпителиальные клетки находятся на разных фазах клеточного цикла. Полагаем, что здесь протекают процессы пролиферации, активного функционирования и отмирания клеток, поэтому среди них всегда встречались дегенерирующие клетки и пикнотические ядра.

Trematоды поселяются у позвоночных и в таких органах, где они встречают совсем иные условия жизни. Многие виды паразитируют в почках, мочевом или желчном пузыре, в легких и т. д. Мы изучили кожно-мускульный мешок хемиуриды *Dictisarca virens* из плавательного пузыря рыбы. В замкнутых полостях, подобных плавательному пузырю, нет постоянных перистальтических движений стенок органа, отсутствуют грубые пищевые массы, оказывающие на паразита постоянное механическое воздействие и, наконец, здесь нет необходимости крепко удерживаться на месте. В результате длительного паразитирования в таких условиях у паразита постепенно редуцируются органы фиксации — присоски и мышцы кожно-мускульного мешка. Кроме того, все остальные отделы его — и цитоплазматическая пластинка и волокнистый слой — становятся очень тонкими.

Подводя итог вышеизложенному, следует еще раз отметить, что у trematод имеются большие адаптивные возможности к паразитированию, которые проявляются на уровне не только органа, но и на тканевом уровне их организации.

Л и т е р а т у р а

- Догель В. А. Общая паразитология. Изд-во ЛГУ, 1962. 463 с.
Ошмарин П. Г. К изучению специфической экологии гельминтов. Владивосток, ДВ филиал АН СССР, 1959. 110 с.
Bogitch B. I. Cytochemical and ultrastructural observations on the tegument of the trematode *Megalodiscus temperatus*. — Trans. Amer. Mikrosc. Soc., 1968, vol. 87, N 4, p. 477—486.
Cioti L. A., Ferretti G. Osservazioni con il microscopio elettronico sulla superficie di rivestimento di alcuni platelminti parassiti. — Ann. Ist. super. sanità., 1966, vol. 2, N 5—6, p. 675—686.
Dixon K. E. The biological significance of the tegument in digenetic trematodes. — Rice Univ. Stud., 1976, vol. 62, N 4, p. 69—80.
Glegg I. A. The schistosome surface in relation to parasitism. — Symp. Brit. Soc. Parasitol., 1972, vol. 10, p. 23—40.
Grembergen G. van., Rycke P. H. de. Nieuwe inzichten in enkele fysiologische processen bij cestoda en trematoda. — Vlaams diergeneeskundig tijdschr., 1967, vol. 36, N 12, p. 546—552.
Lee D. L. The structure of the helminth cuticle. — Adv. Parasitol., 1972, vol. 10, p. 347—379.
Lumsden R. D. Surface ultrastructure and cytochemistry of parasitic helminths. — Exp. Parasitol., 1975, vol. 37, N 2, p. 267—339.
Sharma P. N., Gupta A. N. Histochemical distribution and functional significance of alkaline phosphatase in the epidermis of certain digenetic trematodes. — Acta biol. Acad. sci. hung., 1970, vol. 21, N 4, p. 369—374.
Threadgold L. T. The ultrastructure of the «cuticle» of *Fasciola hepatica*. — Exptl. Cell. Res., 1963, vol. 30, N 1, p. 238—242.

MORPHO-FUNCTIONAL ADAPTATIONS OF HERMAPHRODITIC
GENERATION OF TREMATODES TO THEIR EXISTENCE
IN THE DEFINITIVE HOST

G. K. Chubrik

S U M M A R Y

A comparative study of the skin—muscle sack structure of nine species of trematodes was made. It has shown that the thickness of the whole sack and its muscle layer, the presence and deepness of the fibrillar one may undergo some adaptive changes depending on its defensive and motor functions and on localisation of the parasites in the host's body.